Rev. Écol. Biol. Sol, 1987, **24** (3) : 329-340.

Relations trophiques entre le collembole *Onychiurus zschokkei* Handschin et des feuilles de chêne vert *Quercus ilex* L., à divers stades de décomposition

PAR

Nassima SADAKA et Nicole POINSOT-BALAGUER

Laboratoire d'Écologie terrestre, UA 1152 CNRS, Centre de Saint-Jérôme 13397 Marseille Cedex 13

Synopsis: The study of the feeding activity of the Collembola species *Onychiurus zschokkei* Handschin when reared on evergreen oak leaves at different stages showed that comsumption and assimilation were more important as leaves have been staying on the ground for a long time. The low palatability of fonctional leaves might be due of the presence of tannin compounds.

Keywords: Feeding habits, Collembola, evergreen oak leaf.

INTRODUCTION

Il a été mis en évidence que les microarthropodes participent peu au métabolisme du sol en regard du rôle joué par les micro-organismes. Ils sont cependant importants dans la fragmentation des substances constitutives de la matière organique et sont certainement, de façon indirecte, des régulateurs de processus écosystémiques (PETERSEN & LUXTON, 1982 ; USHER *et al.*, 1982 ; CANCELA DA FONSECA & POINSOT-BALAGUER, 1983 ; ARPIN *et al.*, 1986).

Pour apprécier l'intervention des microarthropodes dans les mécanismes de transformation de la matière végétale amenée au sol, l'utilisation d'un modèle simplifié est indispensable. En effet, les études de terrain permettent seulement d'appréhender la résultante d'interrelations complexes entre le milieu et les organismes d'une part, et les organismes entre eux à différents niveaux trophiques d'autre part. Celle-ci se traduit par des successions de la faune et de la microflore édaphiques, dont on ne peut suivre l'évolution que

pour certains groupes seulement. En fait, cette approche ne rend compte que de l'aspect démographique que l'on peut corréler aux disponibilités alimentaires environnantes et du matériel effectivement consommé par les animaux (étude des contenus stomacaux).

Par contre, le recours à un modèle expérimental permet de maîtriser parfaitement un certain nombre de paramètres et d'apprécier de façon plus objective la réponse des microarthropodes à la variation de ceux-ci.

L'étude présentée ici s'appuie sur le modèle « feuille de chêne vert — micro-organismes — une espèce de collembole : *Onychiurus zschokkei* Handschin ». L'activité trophique de cet insecte a été étudiée en fonction de l'âge et de l'état de dégradation du matériel ingéré.

I. — MATÉRIEL

Le collembole *Onychiurus zschokkei* et les feuilles de chêne vert ont été récoltés dans la forêt domaniale de la Gardiole de Rians (département du Var, France) au mois d'octobre 1985.

Les feuilles de chêne proviennent d'arbres de 35 ans environ qui forment un taillis dense de 7 à 8 mètres de hauteur. Ont été choisies des feuilles fraîches fonctionnelles de 1 an, 2 ans et plus de 2 ans attachées aux rameaux de l'année ou à ceux des années précédentes. Au sol, les feuilles qui forment la litière ont été distinguées selon la classification de TOUTAIN (1974) à savoir :

— L1 sous-couche de feuilles de moins de 1 an.

— L2 sous-couche de feuilles entières âgées de plus de 1 an et de moins de 2 ans.

— L3 sous-couche de feuilles plus ou moins fragmentées, âgées de plus de 2 ans.

Cette subdivision correspond à quatre états de décomposition des feuilles, reconnaissables à leurs morphologies, distinctes aussi bien par simple observation que par une étude au microscope électronique à balayage (SADAKA, 1986).

• État I : feuilles jaunes, morphologiquement intactes, dures et épaisses, n'ayant, apparemment, pas encore subi une décomposition physique, mais simplement une attaque microbienne et un lessivage par les précipitations. La face inférieure de ces feuilles est uniformément recouverte d'une couche de poils ramifiés, très denses et intacts.

• État II : feuilles jaunes, encore dures et épaisses ; sur la face inférieure, les poils sont abîmés ou ont disparu par endroits et il y a des taches noires. Les stomates sont à nu et de nombreux filaments mycéliens recouvrent la surface, enchevêtrés dans les bras des poils.

Les feuilles de chêne vert tombant toute l'année, celles de l'état II doivent correspondre à la chute maximale qui a lieu d'avril à juin, tandis que celle de l'état I se sont déposées juste après, de juillet à octobre. Ces deux premiers états appartiennent à la même subdivision L1.

• État III = L2 : feuilles brunes, minces et souples, en voie de décomposition et dont le fractionnement est plus prononcé. La face inférieure montre quelques poils souvent cassés. Les nombreux stomates sont à nu, recouverts d'une pellicule pruineuse, le réseau mycélien est dense.

• État IV = L3 : feuilles brunes, minces, très souples et très décomposées, se cassant facilement au moindre contact mais encore reconnaissables. Ces feuilles se caractérisent aussi par l'absence totale de poils. L'attaque en profondeur des tissus (par les champignons et, sans doute, par les bactéries) est commencée.

II. — MÉTHODE

Les cellules d'élevage sont constituées par des boîtes de Pétri stériles (5 cm de diamètre) dont le fond est recouvert par un disque de filtre en fibre de verre (Whatman). A l'intérieur de chaque cellule sont introduits quatre rondelles de feuilles de chêne vert et vingt *Onychiurus*. Le milieu est maintenu humide par adjonction régulière d'eau distillée.

Les feuilles ont été lavées à l'eau distillée et brossées pour enlever toute la terre ou la poussière dont elles peuvent être couvertes. Ensuite, elles ont été séchées à 40° C et découpées à l'emporte-pièce de 0,6 cm de diamètre. Le poids sec des rondelles a été déterminé.

Sept séries expérimentales ont été conduites :

— 1 avec des feuilles fonctionnelles de 1 an

— 1 avec des feuilles fonctionnelles de 2 ans

— 1 avec des feuilles fonctionnelles de plus de 2 ans

— 4 avec des feuilles de la litière correspondant à chacun des quatre états de décomposition considérés.

Pour chaque série, une cellule sans collemboles mais contenant quatre rondelles de feuilles est ajoutée.

Chaque série comprend quatre répétitions et tous les 45 jours, les rondelles de feuilles servant de substrat trophique dans les différentes séries sont prélevées, séchées à 40° C pendant 24 heures, repesées et remises dans les cellules d'élevage. Les fèces sont séparées des feuilles par brossage : on détermine ainsi le poids de ce qui est non consommé et de ce qui est excrété sous forme de déjections. L'évolution pondérale des feuilles et, par conséquent, leur consommation par les collemboles est obtenue par différence entre les poids secs en début et en fin d'expérience. La boîte témoin, sans collemboles, donne une image de l'évolution des feuilles sous l'action des micro-organismes, en l'absence d'intervention animale.

Nous avons estimé que la quantité de matériel foliaire consommée par les collemboles était égale à la perte en poids des feuilles en présence des collemboles moins la perte en poids des feuilles seules. Cette estimation néglige volontairement « l'effet catalytique des collemboles sur la respiration du sol » (ADDISON & PARKINSON, 1978) et la stimulation par les microarthropodes de l'activité de la microflore (POINSOT-BALAGUER, 1982). Les fèces sont séparées des feuilles par brossage. Elles sont comptées avec celles recouvrant le papier Whatman qui tapisse le fond des cellules d'élevage.

Dans chaque série, 100 fèces ont été prélevées, séchées à 40° C et pesées (1). Le poids sec moyen d'une pelote fécale, évalué ainsi à 0,15 µg, a été multiplié par le nombre total de fèces trouvées dans chaque cellule d'élevage, donnant ainsi la quantité de fèces rejetées.

III. — RÉSULTATS

A) Consommation.

Les résultats obtenus au cours des trois périodes, d'une durée de 45 jours chacune (du 23/11/85 au 8/1/86, du 9/1/86 au 23/2/86 et du 24/2/86 au

(1) Électrobalance Cahn 21, sensibilité maximale 0,1 µg.

9/4/86), sont consignés dans le tableau I. En première analyse, la consommation est croissante, des feuilles de 1 an à la litière état III. Cependant, plusieurs constatations peuvent être faites :

— pour la première période, les feuilles de la litière sont nettement plus consommées que les feuilles fonctionnelles. Leur consommation moyenne est d'autant plus importante que celles-ci ont séjourné plus longtemps au sol et sont donc plus décomposées. Par contre, pour les feuilles de l'état IV, une légère baisse de consommation est enregistrée bien que leur temps de séjour au sol soit supérieur à celui des autres feuilles ;

— la même évolution est observée au cours de la seconde période mais avec des valeurs légèrement plus faibles pour les états I et II de la litière. Par contre les feuilles fraîches sont plus consommées qu'au cours de la première période (Fig. 1) ;

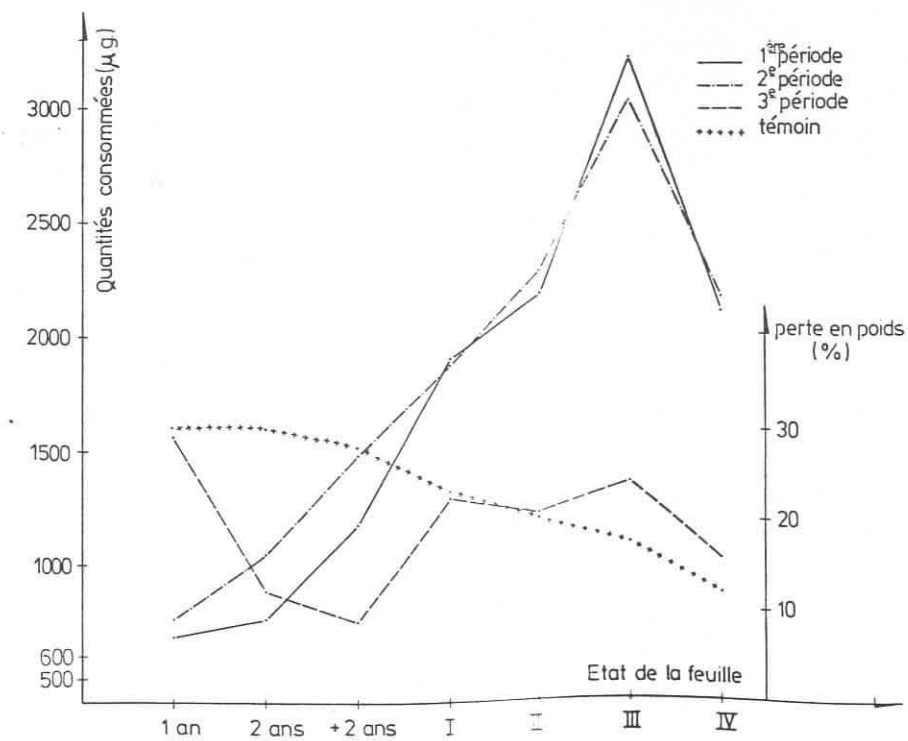

FIG. 1. — Quantités totales (en µg) consommées par 80 *Onychiurus zschokkei* à la fin de chaque période et selon le type de feuilles testées. Pertes en poids des feuilles à la fin de la troisième période.

— au cours de la troisième période, la consommation moyenne diminue de façon notable dans toutes les séries par rapport à la période précédente, sauf pour les feuilles fonctionnelles âgées d'un an qui sont de plus en plus consommées. Il y a deux maximums pour la feuille de l'état I et celle de

l'état III. Par contre, la perte en poids des feuilles sans microarthropodes diminue régulièrement de 1 an à l'état IV. La baisse de la consommation est probablement liée à la baisse de la valeur nutritive des feuilles qui ont été plus ou moins vidées de leurs nutriments au cours de la première période (marquée par une importante consommation), à la suite du choix trophique opéré par les collemboles parmi les tissus qui composent les feuilles.

TAB. I

Quantités moyennes consommées (en µg) dans les différentes séries au cours des trois périodes consécutives

Nature des feuilles	CONSOMMATION (en µg) DES RONDELLES			
	Ans	1re Période	2e Période	3e Période
Fonctionnelles	1 an	170	190	390
	2 ans	190	260	220
	+ 2 ans	292,5	370	187,5
De la litière	État I	475	467,5	322,5
	État II	545	570	305
	État III	807,5	760	317,5
	État IV	527,5	542,5	252,5

Il apparaît donc que les feuilles de la litière sont préférentiellement consommées par les *Onychiurus*. Leur consommation est significativement plus grande que celle des feuilles fonctionnelles. Cependant, cette consommation de la litière présente un maximum (feuilles de l'état III) au-delà duquel, même si elle est plus dégradée, donc réputée plus riche en micro-organismes, la feuille est moins préférée (état IV).

La feuille doit avoir atteint un certain âge, correspondant à un certain état de dégradation et de colonisation par la microflore avant d'être préférentiellement consommée. Cet état peut correspondre à certaines qualités nutritives et peut s'exprimer par la composition chimique : teneur en azote total, rapport C/N (REICHLE, 1971 ; ZAJONC in PETERSEN & LUXTON, 1982) ou le contenu en acides aminés, valeurs qui peuvent être corrélées à la consommation (Tab. II).

Chez les feuilles fonctionnelles, le pourcentage d'azote diminue de 1 an à + 2 ans et réaugmente à partir de la chute au sol jusqu'à l'état III. Cet accroissement, comme celui des acides aminés, est certainement dû à l'apport de protéines par les micro-organismes colonisateurs. Par contre, la teneur en carbone et le rapport C/N sont supérieurs chez les feuilles fonctionnelles et diminuent de l'état I à l'état III.

La corrélation entre la consommation et la teneur en azote, en acides aminés et le rapport C/N a été calculée seulement pour la première période de 45 jours (Tab. III). En effet, les analyses des éléments ont été faites sur les

TAB. II

Valeurs de l'azote total N, du carbone C, du rapport C/N des feuilles des différentes séries et teneurs en acides aminés totaux des feuilles de la litière

Nature des feuilles	Teneur en éléments des feuilles (%)				
	Éléments et rapports				Acides aminés (en µmoles/g)
	Série	N (%)	C (%)	C/N	
Fonctionnelles	1 an	1,17	48,28	41,26	—
	2 ans	1,15	49,07	42,67	—
	+ 2 ans	1,02	50,47	49,47	—
De la litière	État I	1,19	45,67	38,38	261,35
	État II	1,28	45,99	35,93	352,58
	État III	1,39	44,98	32,36	456,68
	État IV	1,20	43,97	36,64	439,50

TAB. III

Corrélation entre les teneurs en azote, acides aminés, le rapport C/N et les quantités consommées, émises et assimilées au cours de la première période d'expérience

1re Période	Valeurs du coefficient de corrélation (r)	
	N 5 ddl	C/N 5 ddl
Consommation	— 0,800	— 0,792
Fèces	— 0,691	— 0,742
Assimilation	— 0,853	— 0,796
	significatif à 5 %	significatif à 5 %

feuilles fraîchement récoltées (2). La corrélation entre consommation et teneur en azote, consommation et C/N est significative à 5 %. Cette corrélation négative est bien vérifiée puisqu'à des valeurs de C/N élevées correspond une faible consommation et inversement.

La consommation augmente en même temps que la teneur en acides aminés totaux, de l'état I à l'état III (3).

(2) Pour les mêmes raisons, la corrélation entre la quantité de fèces et l'assimilation n'a été calculée que pour cette période.

(3) Le faible nombre de dosage de la teneur en acides aminés ne permet pas un calcul de corrélation valable.

B) **Fèces.**

La quantité de fèces émises selon le type de feuilles consommées suit une évolution parallèle à celle de la consommation pour les trois périodes (Tab. IV). Les quantités rejetées sont nettement supérieures pendant les 1re

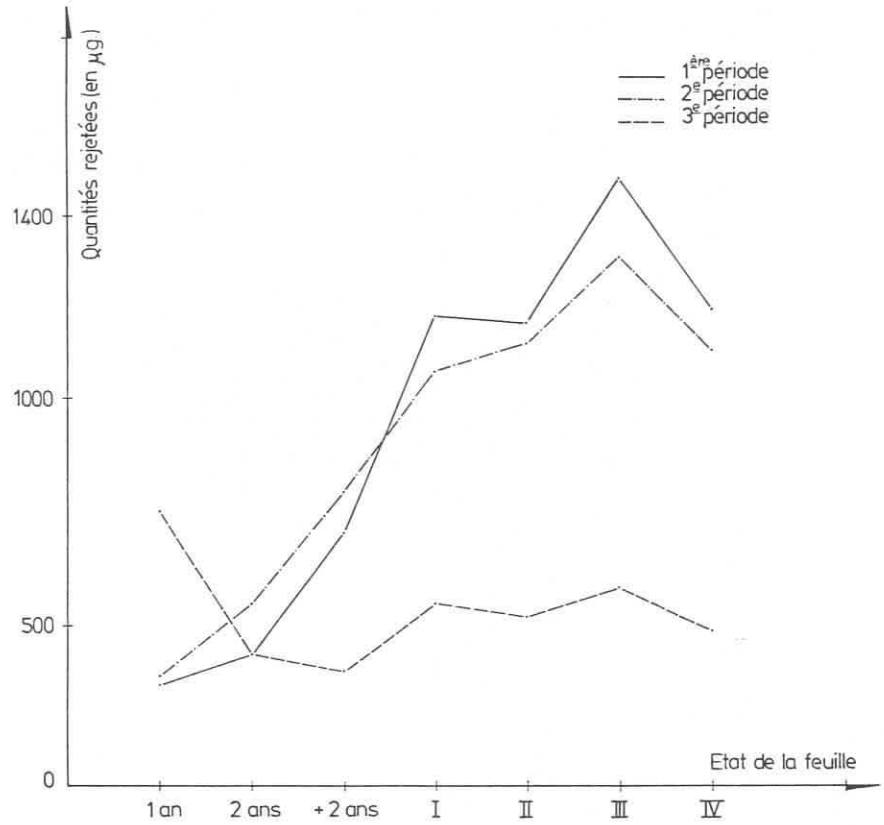

FIG. 2. — Quantités totales (en µg) de fèces rejetées par 80 *Onychiurus zschokkei* à la fin de chaque période et selon le type de feuilles consommées.

et 2e périodes (sauf pour les feuilles de 1 an) et maximum pour l'état III (Fig. 2). La corrélation entre les quantités de fèces émises et la consommation est hautement significative à 5 % ($r = 0{,}972$ pour ddl = 5). De même, elles sont significativement corrélées à la teneur en azote et à la valeur du rapport C/N (Tab. III).

Elles augmentent en même temps qu'augmente la teneur en acides aminés totaux de l'état I à l'état III.

C) **Assimilation.**

L'assimilation est calculée à partir de la formule A = C-F, où :

TAB. IV

Quantités moyennes de fèces émises (en microgrammes) dans les différentes séries au cours de chaque période

Nature des feuilles	Fèces émises (en microgrammes)			
	Série	1re Période	2e Période	3e Période
Fonctionnelles	1 an	92,3	96,5	187,1
	2 ans	109,4	137,3	110,9
	+ 2 ans	176,1	199,2	99,3
De la litière	État I	296,3	265,4	136,5
	État II	290,7	279,3	128,7
	État III	370,5	326,4	145,4
	État IV	298,8	275,4	121,7

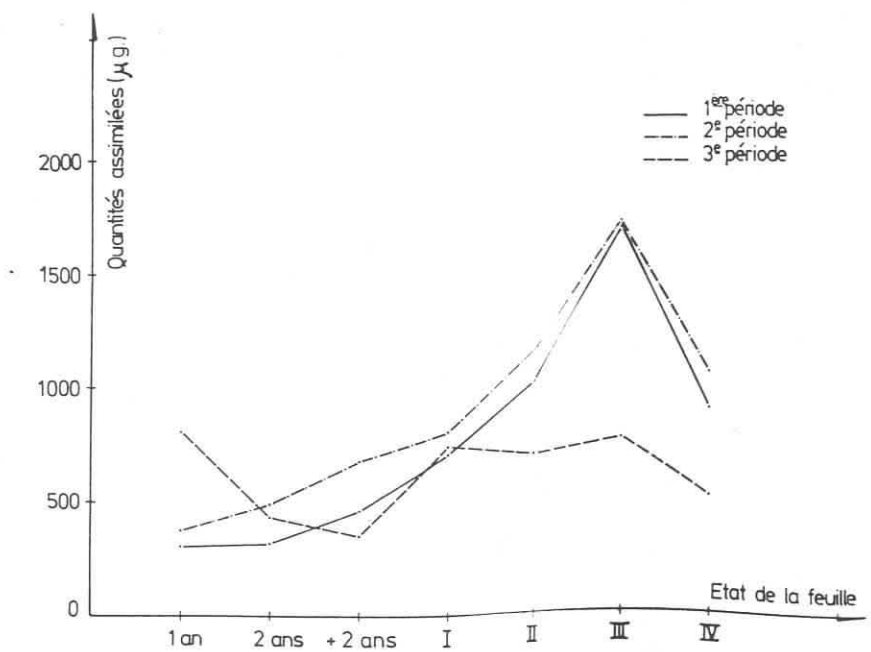

FIG. 3. — Quantités totales (en µg) assimilées par 80 *Onychiurus zschokkei* à la fin de chaque période et selon le type de feuilles consommées.

— C = poids sec des feuilles consommées (en µg).

— F = poids sec des fèces émises (en µg) (Tab. V).

Les courbes d'assimilation obtenues (Fig. 3) présentent une remarquable similitude d'évolution avec celles de la consommation et des fèces. Et comme

conséquence de l'évolution des deux paramètres précédents, l'assimilation est d'autant plus importante que les feuilles ont séjourné plus longtemps au sol.

L'assimilation dépasse 354 µg pour les feuilles de l'état III. Pour les feuilles de la litière, état IV, la quantité assimilée est 1,7 fois moindre que celle des états I, II et III, qui sont apparemment les mieux assimilés parmi toutes les séries testées. En outre, les feuilles fonctionnelles (notamment celles de 2 ans) sont beaucoup moins assimilées que les feuilles de la litière.

Cette différence dans la capacité d'assimiler du matériel foliaire d'âges différents peut être liée à la composition chimique de ce dernier et notamment à sa composition en azote. En effet, la corrélation est très significative entre l'assimilation et la teneur en azote du matériel ingéré : $r = 0{,}853$ à 5 % et 5 ddl. De même, la corrélation établie entre la consommation et l'assimilation est hautement significative puisque $r = 0{,}985$ à 5 % et 5 ddl.

L'assimilation augmente de l'état I à l'état III en même temps que la teneur en acides aminés augmente.

TAB. V

Quantités moyennes assimilées (en microgrammes) en fonction des séries de feuilles consommées au cours de 3 périodes consécutives

Nature des feuilles	Poids de feuilles assimilées (µg)			
	Série	1re Période	2e Période	3e Période
Fonctionnelles	1 an	77,7	93,5	202,9
	2 ans	80,6	122,7	109,1
	+ 2 ans	116,4	170,8	88,2
De la litière	État I	178,7	202,1	186,0
	État II	254,3	290,7	176,3
	État III	437,0	433,6	192,1
	État IV	228,7	267,1	130,8

IV. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Une classification trophique en fonction du matériel consommé a été établie. Il apparaît que la majorité des invertébrés du sol sont panphytophages, mais qu'ils sélectionnent la nourriture en fonction de paramètres liés au substrat trophique (qualité, attractivité de la nourriture) et à leur propre état physiologique (LUXTON *in* PETERSEN & LUXTON, 1982).

En s'exprimant en termes de composition chimique, on ne peut pas dire que tel ou tel animal préfère tel ou tel matériel végétal, mais qu'il trouve ou doit trouver, à un moment donné, les substances qui lui sont nécessaires quel que soit le matériel.

C'est ainsi que EDWARDS & HEATH (1963) et KING & HEATH (1967) ont montré que les invertébrés du sol s'attaquent préférentiellement aux feuilles souples car elles contiennent moins de polyphénols que les dures mais aussi plus d'azote. Les feuilles souples et tendres qui sont rapidement consommées sont souvent caractérisées par des faibles valeurs du rapport C/N, tandis que les feuilles présentant un C/N élevé sont généralement constituées, dans de fortes proportions, par du matériel plus ou moins dur et difficile à dégrader, tel que la cellulose ou la lignine, et de ce fait, sont relativement peu attractives.

Dans nos expériences, nous avons montré la corrélation entre la teneur en azote (exprimée sous forme d'azote total ou d'acides aminés) et le vieillissement des feuilles. Ce dernier, correspondant à un séjour plus ou moins long sur le sol, est le résultat (en dehors des facteurs microclimatiques) de l'action de la microflore qui est considérée comme le principal agent de son attrait alimentaire. Nos résultats montrent bien que la consommation des feuilles et leur assimilation sont d'autant meilleures que leur taux d'azote est élevé. Mais cette évolution ne se poursuit pas avec les feuilles de l'état IV (les plus souples et les plus décomposées) dont le taux d'azote a diminué et qui sont moins bien consommées et assimilées par *Onychiurus zschokkei.*

La grande quantité de tanins peut expliquer la faible consommation des feuilles fraîches de chêne vert. En effet, la teneur en tanins (hydrosolubles et condensés) est de 0,45 g pour 20 g de matière sèche dans les feuilles de un an et de 0,09 g pour 20 g dans les feuilles de la couche L2 (RACON & *al., sous presse*). SATCHELL & LOWE (1967) ont suggéré que la dégradation microbienne des tanins est importante dans l'augmentation de la sapidité (« palatability ») de la litière. De même, KÜHNELT (1963) a montré que les invertébrés au sol étaient plus nombreux dans la litière de hêtre pauvre en tanins (cas des feuilles brunes avec 0,03 g de tanins pour 20 g de feuilles sèches) que dans la litière fraîche, riche en tanins (cas de feuilles jaunes avec 0,11 g de tanins pour 20 g de matière sèche) : 7 fois plus de thécamoebiens, 4 fois plus de rotifères, 1,3 fois plus de nématodes et d'acariens, 2,2 fois plus de collemboles (5 fois plus d'*Onychiurus*). Il existe cependant des exceptions à cette règle : l'espèce de collembole *Xenylla brevicauda* montre 7 fois plus de représentants dans la litière riche en tanins.

L'action inhibitrice des tanins dans les feuilles fraîches est levée par le lessivage qui exerce un effet de détoxification. L'humidification régulière des rondelles de feuilles dans les cellules d'élevage doit amener une dilution de polyphénols. BECK, DOMMERGUES & VAN DRIESSCHE (1969) ont d'ailleurs montré que les extraits de feuilles de chêne, charme et de hêtre qui sont initialement fortement inhibiteurs, se détoxifient rapidement pour devenir finalement stimulants au bout de quelques mois.

Dans la nature, les phénomènes sont comparables. Il y aurait une détoxification progressive des feuilles après leur chute, due au lessivage des substances hydrosolubles par les eaux de pluie. Ce processus de détoxification revêt une importance considérable sur le plan écologique puisqu'il apparaît comme un préalable obligatoire à l'installation d'une vie microbienne et faunistique active dans la litière. En effet, ces substances inhibitrices, malgré leur faible concentration, agissent sur les micro-organismes et forment des complexes dans lesquels l'azote se trouve indisponible pour de nombreux décomposeurs et difficilement digestible par les consommateurs. (MANGENOT & TOUTAIN, 1980).

Résumé

La présente étude concerne le comportement alimentaire de l'espèce de collembole *Onychiurus zschokkei* Handschin vis à vis de feuilles de chêne vert fonctionnelles ou de la litière à quatre stades de décomposition.

La consommation des feuilles de la litière est significativement plus élevée que celle des feuilles fonctionnelles ; elle est d'autant plus importante que les feuilles ont séjourné plus longtemps sur le sol.

La consommation et l'assimilation des feuilles de la litière augmentent avec la teneur en acides aminés totaux et en azote total qui résulte principalement de l'action de la microflore.

Le faible attrait trophique des feuilles fonctionnelles s'explique par la présence de tanins, substances absentes des feuilles décomposées. Les collemboles se nourrissent préférentiellement de feuilles ayant atteint un état de décomposition avancé, correspondant à des modifications chimiques et biochimiques dont la plus importante est la détoxification de la feuille.

Summary

Trophic relationships between the Collembola *Onychiurus zschokkei* Handschin and evergreen oak leaves *Quercus ilex* L. at different stages of decomposition.

The feeding activity of the Collembola species *Onychiurus zschokkei* Handschin when reared on functional evergreen oak leaves or on litter leaves at four stages of decomposition was studied.

Consumption of litter leaves was significantly higher than that of functional leaves, litter leaves were more consumed as they have been staying on the ground for a long time.

Consumption and assimilation of litter leaves by Collembola were improved by the increase of amino-acid content and total nitrogen level which chiefly have resulted from microflora activity.

The low palatability of functional leaves for *Onychiurus zschokkei* might be due of the presence of tannin compounds which are absent within decayed leaves. Collembola fed preferentially on a advanced stage of decomposition corresponding to chemical and biochemical modifications, the most important one being detoxication of the leaves.

Bibliographie

Addison (J. A.) & Parkinson (D.), 1978. — Influence of collembolan feeding activities on soil metabolism at high artic site. *Oikos*, **30**: 529-538.

Arpin (P.), David (J. F.), Guittonneau (G. G.), Kilbertus (G.), Ponge (J. F.) & Vannier (G.), 1986. — Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. II. - Microbiologie et expériences au laboratoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **23**: 119-153.

Beck (G.), Dommergues (Y.) & Van Driessche (R.), 1969. — L'effet litière. II. - Étude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles

et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Oecol. Plant.*, **4**: 237-266.

CANCELA DA FONSECA (J. P.) & POINSOT-BALAGUER (N.), 1982. — Régime alimentaire des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **108**: 371-388.

EDWARDS (C. A.) & HEATH (G. W.), 1963. — *The role of soil animals in breakdown of leaf material. In « Soil organisms »*. Ed. DOEKSEN DRIFT, North Holland, Amsterdam: 76-86.

KING (H. G. C.) & HEATH (G. W.), 1967. — The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia*, **7**: 192-197.

KÜHNELT (W.), 1913. — *Über den Einfluss den Mycels von* Clitocybe infundibuliformis *auf die Streufauna. In « Soil organisms »*. Ed. DOEKSEN DRIFT, North-Holland, Amsterdam: 281-288.

MANGENOT (F.) & TOUTAIN (F.), 1980. — *Les litières. In « Actualités d'écologie forestière »*. Éd. PESSON, Gauthier-Villars, Paris : 1-67.

PETERSEN (H.) & LUXTON (M.), 1982. — A comparative analysis of soil fauna population and their role in decomposition processes. *In « Quantitative ecology of microfungi and animals in soil litter »*. Ed. PETERSEN, *Oikos*, **39**: 287-388.

POINSOT-BALAGUER (N.), 1982. — Contribution à l'étude des relations trophiques microarthropodes - matière organique : interaction collemboles-litière de pins. *Écol. Med.*, **8**: 3-10.

RACON (L.), SADAKA (N.), GIL (G.), LE PETIT (J.), MATHERON (R.), POINSOT-BALAGUER (N.), SIGOILLOT (J. C.), WOLTZ (P.), 1987. — Evolution of tannic compounds in evergreen oak leaves. Histological and chemical analysis. *Can J. Bot. (à paraître)*.

REICHLE (D. E.), 1971. — *Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. In « Productivity of forest ecosystems »*. Ed. DUVIGNAUD, Proc. Brussels Symp. 1969 UNESCO: 465-477.

SADAKA (N.), 1986. — *Contribution à l'étude des relations trophiques collemboles - feuilles de chêne vert - micro-organismes*. Thèse 3e cycle, Univ. de Provence, 134 pp.

SADAKA (N.) & POINSOT-BALAGUER (N.), 1987. — Determination of aminoacids in leaves of evergreen oak at four different stages of decomposition. *Biol. Fertil soils*, **5**: 158-163.

SATCHELL (J. E.) & LOWE (D. G.), 1967. — *Selection of leaf litter by Lumbricus terrestris. In « Progress in soil biology »*. Ed. GRAFF, SATCHELL, North-Holland, Amsterdam: 102-119.

TOUTAIN (F.), 1974. — *Étude écologique de l'humification dans les hêtraies acidophiles*. Thèse doct. État, Univ. Nancy, 122 pp.